Vestnik zoologii, **38**(2): 45–52, 2004

УДК 591.39+591.461:599.51/.53

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РАЗВИТИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПОЧКИ МАЛОГО ПОЛОСАТИКА, *BALAENOPTERA ACUTOROSTRATA*, И МОРЖА, *ODOBENUS ROSMARUS*

С. А. Гилевич, О. В. Нечаева

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

Получено 10 марта 2003

Сравнительное исследование развития первичной почки малого полосатика, *Balaenoptera acutorostrata,* и моржа, *Odobenus rosmarus.* Гилевич С. А., Нечаева О. В. — Описаны морфогенез первичной почки малого полосатика, *Balaenoptera acutorostrata* Lacepede, 1804, и отдельные стадии ее развития у моржа, *Odobenus rosmarus* Linnaeus, 1758. Проведенное сравнение выявило различия в темпах морфогенеза мезонефроса исследованных животных. Показано наличие архаичных признаков в строении первичной почки малого полосатика. Полученные данные используются для установления периодизации внутриутробного развития Mysticeti.

Ключевые слова: малый полосатик, морж, первичная почка, морфогенез.

Development of Primary Kidney of Minke Whale, *Balaenoptera acutorostrata*, and Walrus, *Odobenus rosmarus.* Gilevich S. A., Nechaeva O. V. — There was described the morphogenesis of primary kidney of Minke wqhale, *Balaenoptera acutorostrata* Lacepede, 1804, and separate stages of development of Walrus *Odobenus rosmarus* Linnaeus, 1758, primary kidney. The made comparison discovered that pace of mesonephroses morphogenesis of investigated animals are different. The presence of archaic signs in structure of Minke whales primary kidney is shown. The results obtained make use to determine periodisation of embrryonic development of Mysticeti.

Key words: Minke whale, walrus, primary kidney, morphogenesis.

Введение

Отличительной чертой китообразных является очень высокая скорость эмбрионального роста. Проведенное А. Хаггетом и В. Видасом (1951) сравнение скоростей эмбрионального роста большого числа видов млекопитающих показало, что темп роста эмбрионов китов более, чем в 2 раза превышает таковой самых быстрорастущих из наземных млекопитающих (гиппопотам, антилопа) и в 10 раз — темп эмбрионального роста приматов. Эта особенность пренатального развития китообразных давно привлекала внимание ученых, и значительная часть эмбриологических исследований Cetacea посвящена количественным аспектам эмбриогенеза, построению и анализу кривых эмбрионального роста (Laws, 1959; Fraser, Hugget, 1973; Михалев, 1997 и др.). Менее изучен эмбриогенез отдельных органов и их систем: недостаточно освещены сопряженные с эмбриональным ростом процессы тканевой и органной дифференцировки, мало разработаны вопросы периодизации внутриутробного развития китов.

В настоящем сообщении приведены данные по морфогенезу первичной почки малого полосатика (*Balaenoptera acutorostrata* Lacepede, 1804), полученные в ходе исследования эмбрионального развития мочевыделительной системы Cetacea. Для сравнительного анализа были также исследованы некоторые стадии развития первичной почки моржа (*Odobenus rosmarus* Linnaeus, 1758). Кроме того, были привлечены данные литературы по морфогенезу этого органа у представителей копытных (имеют сопоставимые с китообразными сроки внутриутробного развития, одинаковый, «выводковый» тип онтогенеза, являются филогенетически близкими) и у человека (как наиболее обширные и детальные).

Материал и методы

Исследованный эмбриональный ряд малого полосатика имеет следующий вид: 17 мм длины — 1 экз., 28 мм — 1 экз., 45 мм — 2 экз., 50 мм — 2 экз., 60 мм — 4 экз., 70 мм — 4 экз., 75 мм — 2 экз., 90 мм — 4 экз., 95 мм — 4 экз., 100 мм — 5 экз., 110 мм — 2 экз., 145 мм — 1 экз.

Эмбрионы моржа исследованы на таких стадиях развития: 60 мм — 2 экз., 70 мм — 3 экз., 90 мм — 2 экз., 100 мм — 2 экз., 105 мм — 2 экз.

Изучены серии гистологических срезов, окрашенных гематоксилин-эозином.

Результаты

Эволюция органов мочевыделения происходила путем увеличения площади соприкосновенния кровеносного русла с выделительной тканью почек в результате избирательной способности различных фильтрационно-резорбционных почечных образований. Соответственно у позвоночных возникло 3 разных органа выделения: пронефрос (у некоторых круглоротых), мезонефрос (у рыб и амфибий) и метанефрос (у птиц и млекопитающих). Эволюционное развитие органов выделения находит отражение в онтогенезе мочевыделительной системы млекопитающих, в ходе которого происходит последовательное появление проне-, мезо- и метанефроса.

Пронефрос (предпочка, или головная почка) характеризуется локализацией в области краниальных сегментов зародыша, а также малым количеством канальцев. У эмбрионов млекопитающих пронефрос представляет собой рудиментарное образование, канальцы которого не функционируют и редуцируются в течение очень короткого промежутка времени.

Мезонефрос (первичная, или туловищная почка) развивается из сегментных ножек нефротома и у млекопитающих функционирует лишь на определенном этапе эмбриогенеза. У человека и теленка первые признаки формирования мезонефроса наблюдаются при длине зародышей 3—4 мм, что соответствует 4-й неделе внутриутробного развития или середине собственно зародышевого периода (Шмидт, 1954; Волкова, Пекарский 1976; Шаповалов, Савчук, 1978). В мезонефрогенном тяже, расположенном на дорсальной стороне зародыша, вначале идет формирование клеточных скоплений, так называемых мезонефрогенных шаров. Затем в этих шарах образуются полости, превращающиеся в мезонефрические везикулы, которые дают начало мезонефрическим канальцам. На имеющемся в нашем распоряжении материале мы не имели возможности наблюдать начальный этап формирования первичной почки. У наиболее раннего эмбриона малого полосатика (17 мм) мезонефросы уже достаточно хорошо развиты. Они типично расположены — по бокам аорты, кзади от закладки сердца и печени. Первичные почки, сердце и печень вследствие быстрого прогрессивного развития достигают больших размеров. Они занимают почти всю полость целома и обусловливают сильное выпячивание брюшной стенки зародыша. Мезонефрос имеет неправильную форму: выпуклую дорсальную и вогнутую вентральную поверхности, суженный краниальный и расширенный каудальный отделы. Такая форма сохраняется на всех последующих стадиях развития, но с возрастом у эмбрионов уменьшается разница между шириной заднего и переднего отделов первичной почки. На стадии 17 мм длина мезонефроса по проекции составляет 2000 мкм, ширина в районе переднего полюса — 2000 мкм, заднего — 1000 мкм.

Структура мезонефроса образована мезенхимными клетками, мезонефрическими канальцами и клубочками, по латеральному краю тянется Вольфов проток. Канальцы имеют изгибы, вентрально они расширяются и образуют эпителиальные капсулы, внутри которых находятся сосудистые клубочки. Таким образом формируются мезонефрические тельца, являющиеся функциональными единицами первичной почки. На стадии 17 мм насчитывается 9 телец, все они локализованы по одной линии — вдоль медиального края органа, исключая каудальный полюс, где наблюдаются только канальцы. Нефроны расположены плотно, их разделяют очень узкие прослойки мезенхимы.

Размеры клубочков с капсулами различны, в переднем отделе их диаметр составляет 100—200 мкм, в центральном и каудальном — 500—600 мкм. Почечные

канальцы еще не дифференцированы на отделы, их контакт с мезонефрическим протоком также не наблюдается. На каудальном полюсе имеется скопление недифференцированной нефрогенной ткани, состоящее из мелких эпителиальных клеток, более интенсивно окрашивающихся гематоксилином. На основании распределения клубочков, канальцев, а также нефрогенного зачатка можно сделать вывод о гетерохронном созревании эпителиальных элементов мезонефроса в краниокаудальном направлении. Эта закономерность проявляется и в развитии соединительнотканных компонентов первичной почки.

На следующей стадии развития (эмбрион 28 мм длины) размеры мезонефроса следующие: длина — 2600 мкм, ширина на краниальном полюсе — 400, на каудальном — 1000. Нефроны располагаются преимущественно вдоль медиального края первичной почки, однако отдельные группы мезонефрических телец определяются в толще органа (рис. 1, *1*). На различных препаратах наблюдается неодинаковое количество клубочков с капсулами (максимум 32). Сопоставимое количество канальцев (30–34) определено у 4-недельного зародыша человека, оно сохраняется до 8-й недели развития благодаря дегенерации краниальных и новообразованию каудальных канальцев (Волкова, Пекарский, 1976). Размеры мезонефрических телец примерно такие же, как и на предыдущей стадии, однако капиллярные клубочки более дифференцированы, а просвет канальцев и их длина увеличились. В соединительнотканной строме первичной почки усиливаются процессы волокнообразования, происходит коллагенизация тонких аргирофильных волокон краниального участка, они становятся более грубыми и толстыми. Среди клеточных элементов увеличивается количество фибробластов, появляются гистиоциты. На каудальном полюсе сохраняется скопление недифференцированной нефрогенной ткани. По степени дифференцированности структурных элементов мезонефроса эмбрионы малого полосатика длиной 17 и 28 мм сравнимы с эмбрионами человека 5–8 мм длины.

У эмбрионов длиной 45 мм продолжается прогрессивное развитие первичной почки — увеличиваются размеры, совершенствуется структура; кроме того, изменяется ее анатомотопографическое положение. Длина органа достигла 3000 мкм, ширина не изменилась. Вольфов проток, в отличие от предыдущих стадий, расположен вентрально. По-видимому, в интервале между описываемыми стадиями произошло вращение почки вокруг длинной оси, в результате чего изменилось положение первичнопочечного протока. Имеются данные о том, что у зародыша кашалота длиной 14,5 мм Вольфов проток окружает по спирали весь мезонефрос (Голуб и др., 1970). Мы не наблюдали такого положения первичнопочечного протока у эмбрионов малого полосатика.

Характерной особенностью данной стадии является деление мезонефроса на суженную переднюю и расширенную заднюю доли. Очевидно, это является отражением того, что у низших позвоночных мезонефрос выполняет две функции — половую (передний отдел) и выделительную (задний отдел). Мезонефрические тельца распределены в толще мезонефроса по всей его длине (рис. 1, *2*). Наряду с одиночными тельцами, разделенными прослойками мезенхимы, наблюдаются гроздьевидные скопления нефронов, объединенные общей веточкой мезонефрической артерии, которая делится и погружается в капсулу каждого тельца. Всего от закладки аорты в паренхиму первичной почки направляются несколько пар мезонефрических артерий; они дихотомически делятся и на их концах образуются капиллярные клубочки. Почечные тельца, локализованные на заднем участке, по размерам превышают тельца переднего отдела. На данной стадии хорошо выражено строение двустенных капсул нефронов. Внутренний листок капсулы образован клетками кубической формы с округлыми ядрами, клетки наружного листка — плоские. Свободный просвет капсул клубочков колеблется от 40 до 80 мкм.

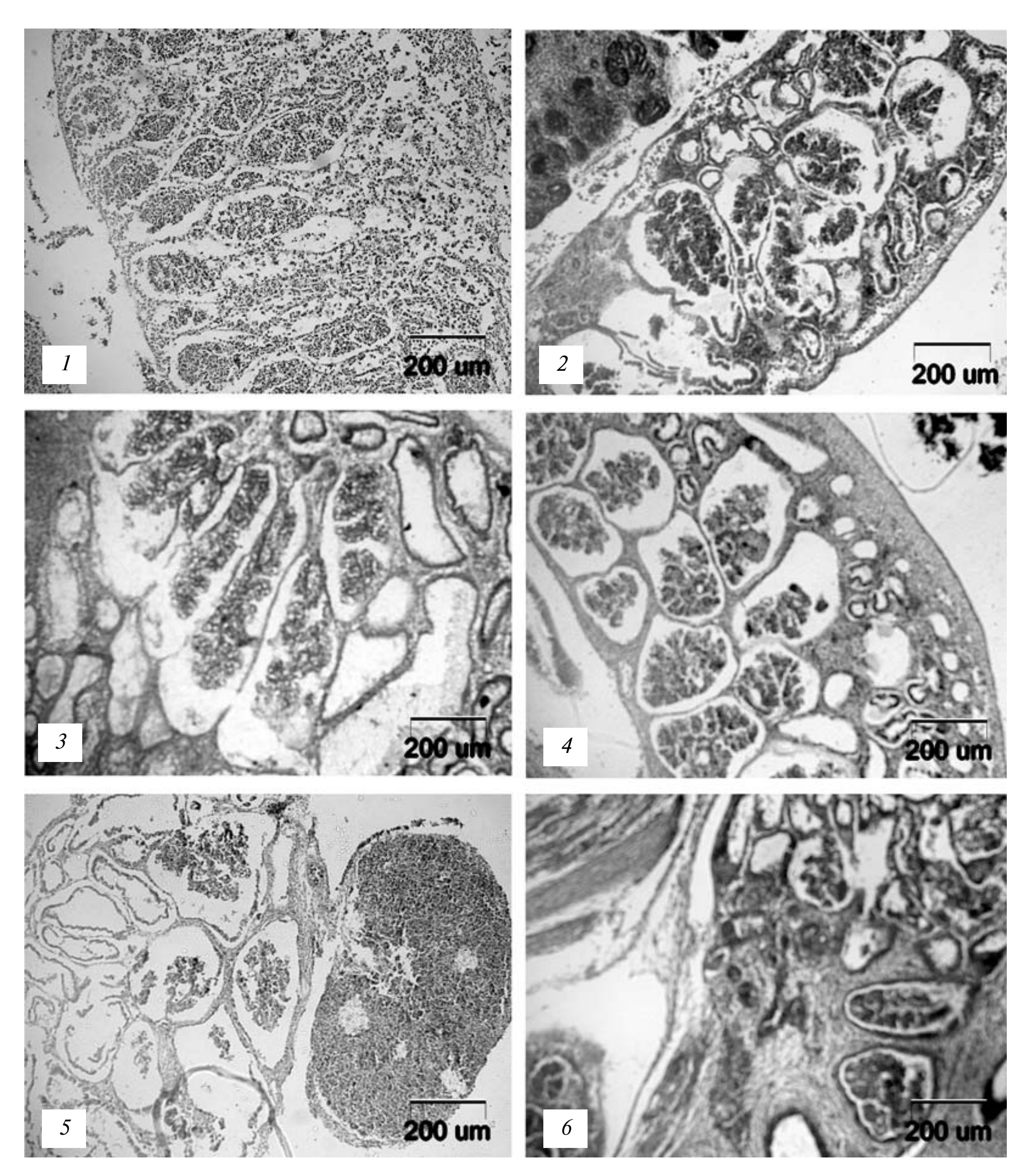


Рис. 1. Стадии развития первичной почки малого полосатика (*1–5*) и моржа (*6*): *1* — эмбрион 28 мм длины; *2* — эмбрион 45 мм длины; *3* — эмбрион 50 мм длины; *4* — эмбрион 60 мм длины: *5* — эмбрион 70 мм длины; *6* — эмбрион моржа 70 мм длины

Fig. 1. The development stages of primary kidney of Minke whale (*1–5*) and walrus (*6*): *1* — embryo 28 mm length; *2* — embryo 45 mm length; *3* — embryo 50 mm length; *4* — embryo 60 mm length; *5* — embryo 70 mm length; *6* — embryo of walrus 70 mm length.

Мезонефрические канальцы дифференцированы на проксимальный и дистальный отделы и образуют несколько изгибов. Эпителиальные клетки проксимальных отделов высокие, в дистальных — они принимают кубическую форму. Цитоплазма клеток мутная, что свидетельствует об их секреторной деятельности. Функциональная активность первичной почки подтверждена экспериментальными данными (Денисова и др., 1984). Канальцы первичной почки выделяют азотистые продукты обмена, в основном мочевую кислоту, в капсулах телец происходит неизбирательная фильтрация, обеспечивающая прохождение большого количества жидкости.

Расширенные дистальные отделы канальцев открываются в Вольфов проток, который, начинаясь слепо на краниальном полюсе почки, направляется каудально и открывается в клоаку. В каудальном отделе протока наблюдаются выпячивания медиальной стенки. С образованием таких выпячиваний, или дивертикулов Вольфова канала, связано прогрессивное развитие выводящих путей выделительной системы в филогенезе (Проняев и др., 1989). Отмечая появление этих структур на данной стадии эмбриогенеза малого полосатика, мы не описываем их дальнейший морфогенез, так как этот вопрос заслуживает специального рассмотрения. На описанной стадии развития продолжается новообразование мезонефрических канальцев из нефрогенного зачатка, расположенного каудально.

На стадии 50 мм размер мезонефроса по длинной оси достигает 3500 мкм. Следует отметить, что наибольшей функциональной активностью отличается средняя часть органа, от которой отходит брыжейка, соединяющая первичную почку с гонадой. Здесь находятся наиболее крупные мезонефроны (300 × 600 мкм; 400 × 400 мкм), в строме почки наблюдается хорошее развитие сосудистой сети и большое количество нервных волокон (рис. 1, *3*).

На стадии 60 мм мезонефрос имеет наибольший размер — его длина увеличивается до 4500 мкм. В ходе морфогенеза происходит «перелом»: на краниальном полюсе процессы деструкции начинают доминировать над образованием новых структурно-функциональных единиц; появляются первые признаки дегенерации нефронов. Сосудистые клубочки претерпевают изменения: встречаются капсулы, не содержащие капиллярных петель, канальцы теряют изогнутость, часть из них находится в состоянии распада. В других отделах такие изменения структуры первичной почки не наблюдаются. На каудальном участке видны многочисленные срезы канальцев, образующих изгибы. Среди нормально развитых нефронов имеются и такие, в капсулах которых сосудистые структуры развиты плохо или вовсе отсутствуют. Однако в отличие от переднего отдела, это может служить показателем того, что почечное тельце еще находится в состоянии формирования. Среднюю зону можно характеризовать как наиболее развитую, о чем свидетельствуют крупные размеры мезонефронов (500—600 мкм) и обильная васкуляризация (рис. 1, *4*). На данной стадии впервые можно констатировать отсутствие недифференцированного нефрогенного зачатка, который у более ранних эмбрионов плотно прилегал к каудальному полюсу первичной почки.

На последующих стадиях развития малого полосатика происходит постепенное уменьшение размеров мезонефроса и последовательная дегенерация клубочков и канальцев в краниокаудальном направлении. На стадии 70 мм длина мезонефроса составляет 1800 мкм. Нормально дифференцированные клубочки и канальцы определяются в среднем и заднем отделах (рис. 1, *5*). Размеры клубочков существенно уменьшаются и составляют 80—150 мкм. Помимо размеров и структуры мезонефроса изменяется также его анатомо-топографическое положение. Он располагается на уровне каудального полюса вторичной почки, под углом к ее продольной оси. Вольфов проток смещен латерально и снова находится на дорсальной стороне.

На стадиях 90, 95, 100 и 105 мм функциональные элементы первичной почки на переднем и заднем участках поэтапно замещаются соединительной тканью. Нефроны сохраняются только в среднем отделе, именно там, где начинается мезоварий. Наиболее поздний эмбрион, у которого были выявлены фрагменты мезонефроса, имел длину 145 мм.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют, что наибольшей функциональной активностью первичная почка малого полосатика обладает в возрасте, которому соответствует длина эмбрионов от 45 до 70 мм.

Результаты проведенного исследования эмбрионов моржа позволили выделить наиболее существенные моменты в развитии мезонефроса у этого животного. Максимального размера (3600 мкм) он достигает на стадии 70 мм. На этой же стадии наблюдается наивысшая степень развития мочевых канальцев, клубочков, соединительнотканной стромы (рис. 1, *б*). Мезонефрические тельца в основном имеют вытянутую форму: их длина — 400–500 мкм, ширина — 100–200, просвет полости — 40. Они сосредоточены преимущественно в центральном отделе. Канальцы сильно извиты, дифференцированы на передний и задний отделы, просвет канальцев составляет 40–80 мкм. В промежутках между канальцами и клубочками наблюдается большое количество кровеносных сосудов. Такая морфологическая картина, очевидно, соответствует пику функциональной активности данного органа, так как в дальнейшем наблюдаются прогрессирующие деструктивные изменения мезонефрических телец. Необходимо также отметить, что изменение во взаиморасположении первичной и вторичной почек, в результате которого между длинными осями этих органов образуется тупой угол, зафиксировано у эмбрионов на стадии 90 мм.

Обсуждение

Анализ полученных результатов и данных литературы (Шмидт, 1954; Волкова, Пекарский, 1976; Шаповалов, Савчук, 1978; Федорова, Минаев, 1981; Гоженко и др., 1989; Проняев и др., 1989; Янин и др., 2000) показал, что формирование структурных элементов первичной почки у малого полосатика происходит по единой для млекопитающих схеме. Наблюдается гетерохронное созревание мезонефрических телец в краниокаудальном направлении, а дифференцировка соединительнотканных элементов происходит синхронно с развитием нефрогенных комплексов. Вместе с тем необходимо обратить внимание на некоторые особенности строения мезонефроса у исследованного вида. Прежде всего это относится к форме органа, так как он имеет сильно суженный краниальный отдел и расширенный каудальный, что наиболее выраженно проявляется на ранних стадиях развития. Известно, что у человека на ранних стадиях первичная почка имеет валиковидную форму, на более поздних расширяется средний отдел, и она становится овальной (Волкова, Пекарский, 1976). Овальная форма мезонефроса отмечена нами у моржа; у копытных наблюдается веретеновидная форма мезонефроса на всех этапах его существования (Шмидт, 1954). К сожалению, отсутствие необходимых сведений не дает возможности проанализировать проявление данного признака в сравнительно-эмбриологическом ряду млекопитающих, однако известно, что расширение каудального отдела мезонефроса характерно для низших позвоночных (Гоженко и др., 1989). Это дает основание говорить о проявлении признаков предковых форм в онтогенезе выделительной системы у представителей китообразных.

К явлениям такого же плана следует отнести четкое деление мезонефроса на два отдела, наблюдаемое на определенных стадиях. Происхождение этого архаичного признака связано с разделением мезонефроса низших позвоночных на половой и выделительный отделы. Он нехарактерен для эмбриогенеза человека и слабо выражен у копытных (Шмидт, 1954). Рекапитуляцию анцестральных признаков в процессе развития туловищной почки у китообразных вполне можно объяснить положением о том, что при узкой специализации сохраняются примитивные особенности строения (Шмидт, 1954; Ковтун, 1981).

Сравнение развития туловищной почки малого полосатика и моржа показывает, что аналогичные морфогенетические события у них происходят при разной длине эмбрионов. Причиной этого, очевидно, являются различия в темпах эмбриогенеза. Для большей убедительности мы использовали процентное

соотношение длин эмбрионов и новорожденных особей. Так, максимальные размеры мезонефроса выявлены у эмбриона малого полосатика длиной 60 мм, что составляет 2% длины тела новорожденного; у эмбриона моржа при длине 70 мм — 5,8% длины тела новорожденного. Характерное изменение во взаиморасположении первичной и вторичной почек у малого полосатика происходит на стадии 70 мм, когда эмбрион достигает 2,3% длины тела новорожденного; у моржа — при достижении им длины 90 мм, или 7,5% длины тела новорожденного. Вместе с тем известно, что скорость эмбрионального роста ластоногих ниже, чем китообразных (Haggett, Widdas, 1951). Учитывая все это, можно заключить, что вышеупомянутые морфологические изменения у исследованного представителя усатых китов наступают в более раннем эмбриональном возрасте, чем у исследованного представителя ластоногих, т. е. темп морфогенеза первичной почки малого полосатика является относительно ускоренным. Наряду с этим, сопоставление основных моментов развития мезонефроса малого полосатика и крупного рогатого скота (Шмидт, 1954) свидетельствует о значительной синхронности в ходе морфогенетических процессов. Одной из причин выявленных нами отличий в темпах морфогенеза первичной почки малого полосатика и моржа, может быть принадлежность этих живвотных к группам с разным типом онтогенеза. Киты, в отличие от моржей, являются зрелорождающими и имеют более короткий предплодный период, что предусматривает ускорение формообразовательных процессов.

Не имея в своем распоряжении датированного материала, мы предприняли попытку определить принадлежность исследованных эмбрионов к определенным возрастным категориям, сопоставляя аналогичные стадии морфологической дифференцировки туловищной почки в онтогенезе малого полосатика и наземных млекопитающих, возраст эмбрионов которых был известен. На этом основании эмбрионы длиной 17 и 28 мм отнесены к позднему зародышевому периоду. Эмбрионы длиной 45, 50 и 60 мм по степени развития функциональных элементов мезонефроса соответствуют раннему предплодному периоду. У эмбрионов длиной от 70 до 100 мм наблюдается преобладание процесов дегенерации мезонефрических телец над их новообразованием. Происходят и другие изменения, характерные для позднего предплодного периода.

Ранее нами было определено заметное опережение становления органов репродуктивной системы в пренатальном онтогенезе китообразных по сравнению с наземными млекопитающими (Нечаева, Гилевич, 1998). Как показало настоящее исследование, в морфогенезе туловищной почки подобное не происходит, однако это не противоречит нашим предыдущим выводам, а лишь является свидетельством неравномерности темпов преобразования различных органов. Тем более, что мезонефрос является провизорным образованием, и на нем могло не сказаться общее ускорение темпа эмбриогенеза китообразных.

Волкова О. В., Пекарский М. И. Эмбриогенез и возрастная гистология внутренних органов человека. — М. : Медицина, 1976. — 320 с.

Гоженко А. И., Марчук Ф. Д., Филиппова Л. О., Вербинец И. П. О трансформации мезонефроса и его производных в сравнительно-эмбриональном аспекте // Тр. Крымск. мед. ин-та. — Симферополь, 1989. — **125**. — С. 67–69.

Голуб Д. М., Леонтюк А. С., Новиков М. Г. Материалы по эмбриологии китообразных. Зародыш кашалота 14,5 мм длины // Тр. АтлантНИРО — 1970. — **29**. — С. 11–38.

Денисова Л. А., Наточин Ю. В., Серова Л. В., Шахматова Е. И. Водно-солевой баланс и формирование почки в эмбриогенезе млекопитающих // Онтогенез почки : Сб. науч. тр. — Новосибирск : Изд-во НГПИ, 1984. — С. 3–13.

Ковтун М. Ф. К вопросу о соотношении структуры и функции в филогенезе // Соврем. пробл. эволюц. морфологии животных. — М. : Наука, 1981. — С. 49–50.

Михалев Ю. А. Промысловые китообразные Южного полушария: биология и перспективы восстановления популяций : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1997. — 99 с.

Нечаева О. В., Гилевич С. А. Развитие репродуктивной системы малого полосатика (Balaenoptera acutorostrata) в раннем плодном периоде // Вісник Білоцерківського держ. аграр. ун-та. — 1998. — **6**, ч. 1. — С. 182–185.

Проняев В. И., Кокощук Т. И., Ахтемийчук Ю. Г., Копчук В. В. Становление взаимоотношений закладок нефронов и производных дивертикула мезонефротического протока в сравнительно-эмбриологическом аспекте // Тр. Крымск. мед. ин-та. — 1989. — **125**. — С. 66–67.

Шаповалов Ю. Н., Савчук Б. В. Развитие первичной почки у человека // Тр. Крымск. мед. ин-та. — 1978. — **75**. — С. 70–76.

Шмидт Г. А. Наблюдения над внутриутробным развитием крупного рогатого скота // Работы по эмбрионал. развитию с.-х. животных — М. : Изд-во АН СССР, 1954. — С. 50–93.

Янин В. Л., Дунаев В. П., Соловьев В. С. Структура первичной почки у эмбрионов человека // Морфология. — 2000. — **117**, № 3. — С. 143.

Fraser J. F. D., Hugget A. S. G. Specific foetal growth rates of Cetaceans // J. Zool. — 1973. — **169**, N 1. — P. 111–126.

Hugget A. S. G., Widdas W. F. The relationship between mammalion foetal weight and conception age // J. Physiol. — 1951. — **114**, N 3. — P. 306–317.

Laws R. M. Foetal growth rates of whales with special reference to the fin whale, Balaenoptera physalus Linn. // Discovery Rept. — 1959. — **29**. — P. 281–308.